

ESSAI D'INTERPRÉTATION NOUVELLE DE LA DISTRIBUTION DES DIPTÉROCARPACÉES

par A. AUBRÉVILLE

RÉSUMÉ : Il est rappelé que la famille des Diptérocarpacées se divise en deux sous-familles, l'une africaine, les Monotoïdées, l'autre indo-malésienne, les Diptérocarpoïdées. Une explication est proposée de la curieuse répartition de la première. La confirmation par BOUREAU de la découverte de bois fossiles tertiaires de *Dipterocarpoxyton* en Afrique du Nord-Est est rapprochée de la vraisemblable position de l'Inde, pièce détachée du continent africain avant la dérive générale au Crétacé des continents adjacents à l'Afrique. L'Inde était alors comprise entre la côte somalienne et les Seychelles où existent encore des Diptérocarpoïdées. Ainsi il est vraisemblable qu'il existait alors une deuxième aire africano-indienne de cette sous-famille, distincte de son centre d'origine indo-malésien habituellement reconnu.

ABSTRACT: *Dipterocarpaceae* comprise two subfamilies, the African *Monotoideae* and the Indo-Malesian *Dipterocarpoideae*. A tentative explanation of the odd distribution of the former is given. BOUREAU's discovery of Tertiary fossil wood of *Dipterocarpoxyton* in N.E. Africa is compared with assumed position of the Indian subcontinent broken from Africa before the Cretaceous general drift of other neighbouring continents. Then India was placed between Somalian coast and Seychelles archipelago where *Dipterocarpoideae* still exist. Consequently this subfamily probably occupied at that time a second area in Africa and India, distinct from its usually admitted Indo-Malesian cradle.

*
* *

Cette famille se divise en deux sous-familles géographiquement bien délimitées, les Monotoïdées africaines et les Diptérocarpoïdées indo-malésiennes. Les premières ne comptent que 2 genres, *Marquesia* (4 esp.) et *Monotes* (48 esp.). Les secondes 15 genres et 500 espèces environ.

DISTRIBUTION DES MONOTOÏDÉES (2, 7, 8).

Les *Marquesia* sont de grands arbres, formant parfois des peuplements purs, ou presque, de forêt claire au Katanga et au Kwango, c'est-à-dire aux lisières sud de la forêt dense humide congolaise, sur les confins donc du Zaïre, de l'Angola et du nord de la Zambie. L'aire principale du genre n'atteint pas à l'Ouest l'Océan atlantique, ni à l'Est l'Océan indien; elle est essentiellement centrale. Il faut cependant signaler en dehors de

cette aire, quelques petites aires fragmentaires dans la forêt dense du Gabon et dans la Guinée Espagnole, qui ont un caractère de relictés.

Les *Monotes* sont des espèces de petits arbres communs en Afrique australe, dans les forêts claires et savanes boisées à Légumineuses de l'Angola, du Katanga méridional, de la Zambie, qui s'étendent au Mozambique jusqu'à l'Océan indien et même dans le sud de Madagascar (1 esp. *M. madagascariensis*). Leur aire s'étend de part en part de l'Afrique australe, entre les deux Océans, au sud de la forêt dense congolaise, dans une bande écologiquement semi sèche. Une seule espèce *M. kerstingii* est complètement détachée de l'aire principale, formant dans l'hémisphère nord, une bande relativement étroite depuis le Mali à l'Ouest jusqu'au Soudan à l'Est, n'atteignant pas à ses extrémités les deux Océans atlantique et indien. Elle est sensiblement parallèle à la lisière septentrionale de la forêt dense humide guinéo-congolaise dont elle se tient éloignée sous un climat soudanais demi-sec. Les deux aires nord et sud du genre *Monotes* sont complètement séparées. Nous proposerons plus loin une explication de cette disjonction entre une seule espèce septentrionale et un ensemble austral de plus de 40 espèces, toutes espèces écologiquement bien adaptées aux climats semi-secs des savanes boisées et forêts claires africaines.

Aucune Monotoïdée n'a été signalée en Asie. En Europe, plusieurs fossiles de Monotoïdées tertiaires ont été reconnus dont les déterminations sont encore contestées (7, 8, 10). Citons *Woburnia porosa* Stopes (1912), bois fossile du crétacé inférieur dans le Bedfordshire (Angleterre). KRÄUSEL (1922) et SCHWEITZER (1958) le nomment *Dipterocarpoxyton parosum*. BANCROFT fait de sérieuses réserves sur cette identification (1933). HARRIS (1956) et HUGHES (1961) expriment également leurs doutes. GOTHAN & WEYLAND (1964) reconnaissent des fruits du tertiaire de Rhénanie, Suisse et Autriche. Mais GOTTWALD & PARAMESWARAN ne sont pas convaincus (1966).

Plus extraordinaire serait la découverte de WOLFFE (1969) d'une Diptérocarpacée dans la flore tropicale éocène de l'Alaska. BOUREAU (8) discute aussi ces déterminations, mais semble admettre la réalité de la présence du genre *Monotes* dans le Crétacé et le Tertiaire européen.

Les distances considérables qui séparent les aires des Monotoïdées vivantes, et plus généralement les Diptérocarpoïdées asiatico-malésiennes des fossiles européens, sans intermédiaires reconnus, en Afrique du nord particulièrement, autorisent a priori le scepticisme. Cependant des interprétations sont possibles que nous avons déjà exposées du point de vue général de l'Afrique tropicale (4), en application de notre théorie de l'origine polytopique des Angiospermes (5). Nous pouvons concevoir que les centres d'origine des Monotoïdées tertiaires et plus anciennes soient européens et cela expliquerait la curieuse répartition de la sous-famille en Afrique.

Les Monotoïdées à l'Eocène, selon nous, auraient envahi toute l'Afrique alors que la bande équatoriale avec son cortège de flore humide était située à la hauteur de l'Europe. Puis en rapport avec le déplacement de la Pangée vers le nord-est, le mouvement de forêt dense humide vers le sud au travers

de l'Afrique septentrionale, aurait amené l'extinction plus ou moins complète de la flore sèche prétablie au Sahara, et la destruction en particulier des Monotoïdées, ne laissant en place que l'ancêtre de l'actuel *Monotes kerstingii*. Ces déplacements nord-sud amenèrent la bande équatoriale sur sa position présente, et épargnèrent l'Afrique australe qui conserva donc la richesse floristique initiale de sa flore sèche. Les *Marquesia* en particulier furent repoussés sur les lisières sud de la bande équatoriale; cependant quelques éléments résistèrent à l'assaut de la forêt dense humide, et se maintinrent en place à l'état des vestiges que nous observons encore au Gabon. Ainsi peut s'expliquer la curieuse répartition des Monotoïdées en Afrique, qui n'est d'ailleurs qu'un cas particulier de toute la flore de l'Afrique semi-sèche.

DISTRIBUTION DES DIPTÉROCARPOIDÉES.

La concentration de leurs genres et nombreuses espèces en Indomalésie est un fait remarquable. Souvent leurs espèces de grands arbres entrent dans les forêts équatoriales asiatico-malésiennes pour des parts très importantes du peuplement des futaies. Elles y remplacent les Légumineuses de la forêt africaine. Les plus hautes concentrations (12) s'observent à Bornéo (13 g., 276 esp.), et dans la zone malésienne à l'extrémité de la péninsule malaise (14 g., 168 esp.). A l'Ouest de la ligne Wallace, la fréquence reste très élevée aux Philippines, Sumatra, Indo-Chine, Siam, Birmanie. Elle diminue très sensiblement dans l'Inde (6 g., 14 esp.), mais curieusement redevient très forte dans l'île de Ceylan (10 g., 44 esp.). La limite nord de l'aire générale suit les soubassements de la chaîne de l'Himalaya, puis elle suit, un peu en retrait, les frontières de l'Assam, de la Birmanie et de

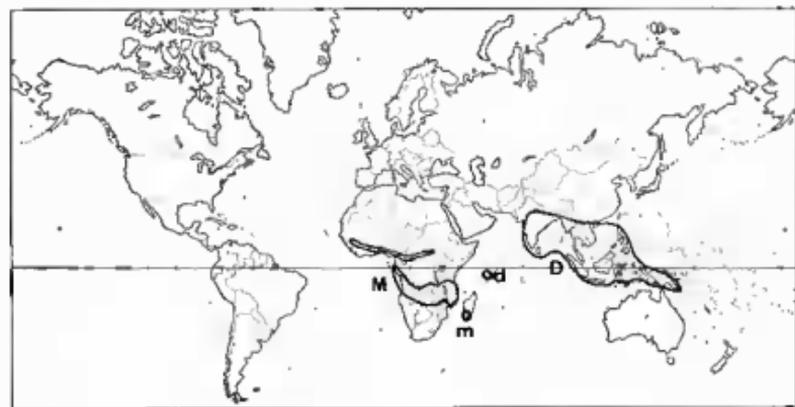


Fig. 1. — Distribution des Diptérocarpaceae : M, m, Monotoïdées; D, d, Diptérocarpoïdées.

l'Indo-Chine. Elle ne pénètre pas en Chine, sauf rares exceptions dont une espèce de *Vatica* dans l'île chinoise de Haïnan. La poussée des Diptérocarpoïdées ne s'est pas faite vers le nord. Ce sont des espèces strictement équatoriales et tropicales. En revanche, attirées par le climat tropical de la Mélanésie, elles ont franchi vers l'Est la ligne Wallace. En Nouvelle-Guinée, à l'extrême Est de l'aire, on ne compte plus que 3 genres et 5 espèces. Elles n'existent pas en Australie.

Il apparaît que cette forte densité indo-malésienne, désigne tout naturellement la place du centre d'origine de la sous-famille en Malésie (Bornéo-, Sumatra, Péninsule malaise). Un autre argument essentiel se trouve dans le fait que des fossiles tertiaires ont été trouvés à l'intérieur de la zone actuelle de la sous-famille. Des listes de nombreux fossiles d'âge mi-tertiaire à quaternaire relatifs à 4 genres, ont été présentés par BANCROFT (1933), SCHWEITZER (1958), et récapitulés par LAKHAMPAL (10). Il est donc évident que les Diptérocarpoïdées étaient déjà abondantes au Tertiaire sur les mêmes aires qui portent les actuelles forêts indo-malésiennes. Des botanistes comme TAKHTAJAN, A. C. SMITH, VAN STEENIS, ont tiré de ces faits la conclusion que le climat de l'Indo-Malésie était demeuré tropical depuis le Tertiaire, et c'est une explication de la richesse de la flore indo-malésienne. Sur cette stabilité climatique nous nous sommes également appuyé pour établir notre théorie de la rotation de la Pangée autour d'un axe situé précisément vers l'Indo-Malésie.

A l'Ouest, dans l'Inde, la concentration des Diptérocarpoïdées diminue avec 6 genres et 14 espèces, exception faite de Ceylan (10 g., 44 esp.). La migration de la sous-famille depuis l'Indo-Malésie vers l'Inde paraît évidente. Elle a été relevée par BLASCO & LEGRIS (6). Cependant la richesse en genres de Ceylan, dont 4 endémiques, demeure assez étonnante, même si on l'explique par un isolement relatif de l'île, fût-il très ancien.

A rapprocher de ce fait la présence dans une île des Seychelles en plein Océan indien, plus proche de Madagascar que de l'Inde, d'un genre *Vateriopsis* très proche du *Vateria* indien, à une seule espèce *V. seychellarum*. Le genre *Vateria* est endémique dans le sud-est de l'Inde et à Ceylan. On peut évoquer pour sa présence dans l'île des Seychelles une migration très aléatoire par voie océanique, explication facile que nous ne retiendrons pas. Il nous semble préférable d'admettre que les Seychelles étaient autrefois en contact avec la côte du sud-est de l'Inde tertiaire, et cela nous donne un point pour tracer avec vraisemblance cette côte de l'Inde tertiaire.

Finalement la répartition et l'origine des Diptérocarpoïdées qui d'abord ne paraissait pas poser de problèmes, n'est probablement pas si simple. D'ailleurs d'autres hypothèses ont déjà été proposées par des botanistes insatisfaits. CROIZAT (9), ASHTON (1) croient en une origine gondwanienne, à l'Ouest donc de l'aire actuelle, et à une migration ultérieure vers l'Indo-Malésie.

Très importantes nous paraissent être les découvertes de fossiles tertiaires de Diptérocarpoïdées en Afrique orientale : BANCROFT (1933) près du Mont Elgon, CHIARUGI (1933) des Somalies, attribués à *Dipterocarpoxyton africanum*; SEWARD (1935) des grès nubiens d'Égypte, deux

Dipterocarphyllum (*D. humei* et *D. zeraibense*); LEMOIGNE, bois de Diptérocarpacées d'Éthiopie. BOUREAU m'a affirmé qu'il ne s'agissait pas de Monotoïdées, mais bien de Diptérocarpoïdées. Ce sont les premières Diptérocarpoïdées reconnues en Afrique, non loin de l'aire des Monotoïdées. Ainsi l'aire des Diptérocarpoïdées tertiaires se serait étendue à l'Afrique orientale alors qu'aucune espèce vivante de cette sous-famille n'a jusqu'à présent été signalée en Afrique.

Cela nous conduit à examiner la position pangéenne de l'Inde et de Ceylan son satellite. Il semble admis que la péninsule indienne était accolée à l'Afrique continentale, avant sa dérive vers l'Asie au Crétacé. L'Inde était alors une fraction du Gondwana. Pour des raisons phytogéographiques nous considérons que l'Inde était connectée avec l'Afrique à hauteur des Somalies, de même que Madagascar. Cet ensemble de la pointe Est de l'Afrique orientale, de l'Inde et de Madagascar prolongeait l'Afrique dans l'Océan indien. La flore indienne a des affinités évidentes avec celles de l'Afrique (3).

Cela nous amène à faire un rapprochement entre les Diptérocarpoïdées fossiles de l'Afrique orientale et celles de l'Inde tertiaire et de Ceylan, et d'envisager une aire tertiaire qui inclurait par ailleurs les Seychelles où

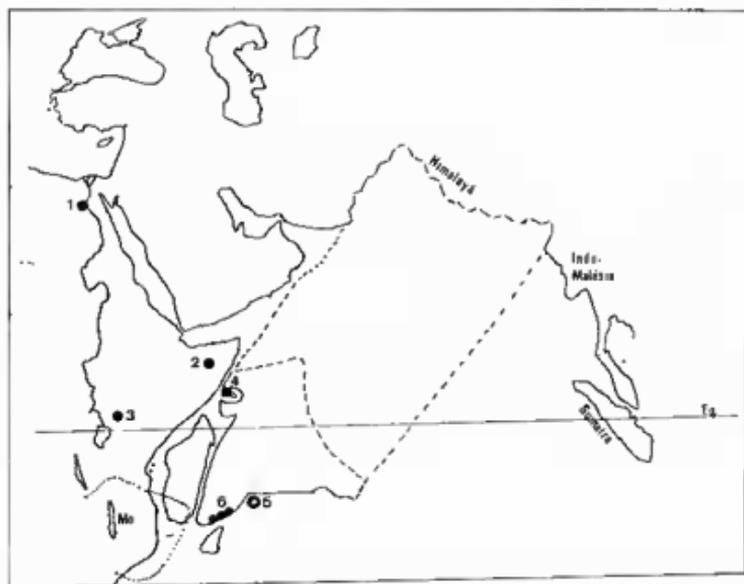


Fig. 2. — Croquis de la répartition des fossiles de Diptérocarpoïdées et de la position présumée de l'Inde et de Madagascar avant leur dérive : 1, Fossile des grès nubiens de *Dipterocarphyllum* Seward, Egypte; 2, *Dipterocarpoxyton africanum* Chiarugi des Somalies; 3, *Dipterocarpoxyton africanum* Bancroft au Mt. Elgon; 4, *Dipterocarpoxyton malavii* Ghosh et Ghosh de Kuich (Inde); 5, *Vateria Seychellana* (*Vateriopsis*); 6, Fossiles des grès de Cuddalore (Sud de l'Inde); Mo, Limite Est de l'aire des Monotoïdées.

subsiste un *Vateria* (ou *Vateriopsis*) genre indien. Nous sommes donc conduit à envisager la possibilité d'un centre d'origine tertiaire gondwanien de la sous-famille. En dériverait la flore des Diptérocarpoïdées actuelles de Ceylan, notamment celle des genres endémiques ceylanais, et celle du sud de l'Inde. Il faut noter au surplus la présence dans la région de Kutch d'un bois fossile de *Dipterocarpoxyton* (*D. malavii* Ghosh & Ghosh, 1959) qui pourrait être une trace fossile de la connection tertiaire du N-W de l'Inde avec la Somalie (point 4 sur notre croquis).

L'existence possible d'un centre tertiaire africano-indien des Diptérocarpoïdées n'exclut pas la vraisemblance d'un autre centre laurasien indo-malésien, chacun des deux centres étant isolé et séparé de l'autre par la Téthys. La sous-famille aurait donc eu deux aires à l'origine, l'une gondwanienne, l'autre laurasienne. Les échanges de leurs flores, avant le soulèvement himalayen, auraient pu se faire par la rive nord de la Téthys, mais cela attendra pour être prouvé, la découverte de nouveaux fossiles.

Je remercie M^{me} G. MAURY pour les références bibliographiques qu'elle m'a communiquées.

BIBLIOGRAPHIE

1. ASHTON, P. S. — Speciation among tropical forest trees, some deductions in the light of recent evidence, *Biol. J. Linn. Soc.* 1 (1969.)
2. AUBRÉVILLE, A. — Flore forestière soudano-guinéenne. A.O.F. Cameroun. A.E.F., ed. 1 (1950), ed. 2 (1975).
3. — Végétation et Flore comparées dans l'Inde et l'Afrique tropicale, *Adansonia*, ser. 2, 4 (2) : 208-215 (1964).
4. — Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines, *Adansonia*, ser. 2, 15 (1) : 31-56 (1975).
5. — Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiqes tropicales, *Adansonia*, ser. 2 (sous presse).
6. BLASCO & LEGRIS. — Les migrations de flore en Inde et l'évolution, *C. R. Congr. Soc. Sav. Toulouse* (1971).
7. BOUREAU, Ed. — A propos de la répartition des *Dipterocarpaceæ* fossiles, *C. R. Soc. Biogéo.* (1957).
8. BOUREAU, Ed. & TARDIEU, M. L. — Répartition géographique des *Dipterocarpaceæ* vivantes et fossiles, *C. R. Soc. Biogéo.* (1955).
9. CROIZAT, L. — *Manual of phytogeography* (1952).
10. LAKHANPAL, R. N. — Geological history of the *Dipterocarpaceæ*, *Symp. Origine et Phytogéo. of Angiosperms*, Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow (1974).
11. PRAKASH & AWASTHI. — Fossil woods from the tertiary of eastern India, *The Palaeobotanist*, Lucknow (1969).
12. SYMINGTON, C. F. — *Forester's manual of Dipterocarps*, Malayan forest records (1941).